AMAZONIANA	IX	3	353 – 370	Kiel, Dezember 1985

Funktionsmorphologische Untersuchungen über die Barteln von *Osteoglossum bicirrhosum* (Pisces, Osteoglossidae) während der Notatmung

von

Erich Braum und Rainer Bock

Prof. Dr. Erich Braum, Dipl.- Biol. Rainer Bock, Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg, Olbersweg 24, D - 2000 Hamburg 50, FRG.
(zur Veröffentlichung angenommen: Oktober 1985)

Form and function of barbels in *Osteoglossum bicirrhosum* (Pisces, Osteoglossidae) during aquatic surface respiration

Abstract

The barbels on the lower jaw of *Osteoglossum bicirrhosum* have a different shape from those of other teleosts. A thin longitudinal fold along the shaft is characteristic. The barbel consists of dermal tissue surrounded by a thin epidermal layer. *O. bicirrhosum* lacks accessory respiratory organs for breathing air. At oxygen concentrations at or below 2 ppm, young individuals begin "aquatic surface respiration" (ASR). While engaged in this behaviour, the fishes swim constantly at a regular speed with the barbels in a fixed position, the lower jaws motionless, and the opercula in continuous motion. This enables the fishes to survive for hours at oxygen concentrations of less than 0.5 ppm. Observations of the currents around the barbels reveal their hydrodynamic function in light of the current theories.

The barbels improve the flow of surface water into the mouth.

Keywords: **oxygen deficiency, barbels, histology, hypoxia, locomotion.**

Diese Arbeit ist Herrn Prof. Dr. Harald Sioli zu seinem 75. Geburtstag gewidmet.

0065-6755 / 1985 / 353 / © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

1. Einleitung

Die saisonal und oft tagesperiodisch sehr geringen Sauerstoff-Partialdrucke in den Gewässern tropischer Überschwemmungsgebiete erfordern von der Ichthyofauna dieser Lebensräume besondere, die Kiemenatmung ergänzende oder ersetzende Anpassungen.

In der Várzea Zentralamazoniens werden nach JUNK et al. (1983) in Gebieten mit extrem niedrigen Sauerstoffgehalten drei Anpassungsstrategien beobachtet:

- die Arten besitzen akzessorische Organe zur Luftatmung;
- Arten mit reiner Kiemenatmung können die mit Luftsauerstoff angereicherte Oberflächengrenzschicht nutzen;
- Arten ohne respiratorische Anpassungen emigrieren, wenn ein kritischer Sauerstoffgehalt erreicht wird in die Hauptstrombereiche, bzw. dringen nur selten in überwiegend O_2-arme Gebiete vor.

Ob sich unter den bei hypoxischen Bedingungen überlebenden Arten solche finden, die ihren Energiebedarf ganz oder teilweise über anaerobe Stoffwechselwege decken können, wird derzeit untersucht.

Besondere Aufmerksamkeit ist bei verhaltensphysiologischen Untersuchungen der Respiration an der Wasseroberfläche entgegengebracht worden. Zahlreiche Teleostier nutzen bei Hypoxie die millimeterdicke Grenzschicht der Wasseroberfläche, sie ist diffusionsbedingt durch den Luftkontakt sauerstoffhaltig. Das Prinzip besteht darin, sauerstoffarmes Wasser unterhalb der Grenzschicht bei der Atemwasseraufnahme zu vermeiden (LEWIS 1970). Wie vergleichende Studien mit tropischen Arten gezeigt haben, ist diese Fähigkeit bei kiemenatmenden Arten sehr weit verbreitet (KRAMER & McCLURE 1982). Es sind besonders kleinere Arten der Cyprinodontidae und Poeciliidae, deren gerade verlaufende Ethmofrontal-Bereiche und eine stark oberständige Mundspalte morphologische Vorteile bieten. Sie ermöglichen eine optimale Annäherung an die Wasseroberfläche von unten (LEWIS 1970; KRAMER et al. 1978; KRAMER & McCLURE 1982).

Einige neotropische Arten der Serrasalmidae und Characidae verbessern bei abfallendem Sauerstoff-Partialdruck kurzfristig die Wassereinlaufbedingungen für die Atmung an der Oberfläche durch die Bildung von Hautextensionen am Unterkiefer. Diese Strukturen bilden sich bei ansteigendem Sauerstoffgehalt wieder zurück (BRANSON & HAKE 1972; BRAUM & JUNK 1982; BRAUM 1983).

Wie DORN (1968) in einer vergleichenden Betrachtung der Osteoglossiden betont, gehört der Aruanã *Osteoglossum bicirrhosum* zu den obligatorischen Kiemenatmern. Im Amazonasgebiet lebt er in den Várzea-Randseen der Überschwemmungsregionen und dringt auch in extrem sauerstoffarme Seeteile vor (JUNK et al. 1983). Sein bemerkenswertes Verhalten bei Hypoxie, zuerst durch KRAMER et al. (1978) erwähnt, ist Gegenstand dieser Untersuchung.

2. Material und Methoden

a. Fische

Die Versuchsfische stammten aus Zierfischimporten. Sie waren bei Erhalt 7 - 8 cm lang, ca. 5 g schwer und wurden bei konstant 25 °C warmen, bis in den Sättigungsbereich belüftetem Leitungswasser und 12-stündigem Lichtwechsel gehalten.

Gefüttert wurde mit Zooplankton, Mückenlarven, Fischfleisch oder kleinen Köderfischen. Für die Versuche wurden Jungfische zwischen 11,2 und 24,0 cm Gesamtlänge benutzt.

b. Regulierung und Messung des Sauerstoffgehaltes

Wegen ihrer Empfindlichkeit gegen das Herausfangen und Umsetzen – die Fische reagierten durch heftige Schreckreaktionen und sprangen aus dem Wasser – wurden die Tiere bereits 24 Stunden vor einem Versuch umgesetzt. Durch die regulierbare Zugabe von Natriumsulfit (Na_2SO_3) in gelöster Form war ein Absenken des Sauerstoffgehaltes vom Sättigungsbereich auf ein niedrigeres Plateau in verschiedener Geschwindigkeit möglich. Diese Methode der Desoxygenierung in Experimenten mit Fischen ist von VANDERHORST & LEWIS (1969) und LEWIS (1970) bei Beobachtungen des Notatmungsverhaltens zuerst beschrieben und seitdem immer wieder eingesetzt worden (KRAMER et al. 1978; KRAMER & McCLURE 1982; BRAUM & JUNK 1982; BRAUM 1983). Der Sauerstoffgehalt und seine Änderungen wurden mit einer elektrischen Sonde (WTW oxi-57) kontinuierlich gemessen. Ein beckeninternes Kreislaufsystem sorgte für eine ausreichende Anströmung des Sondenkopfes. Abb. 1 zeigt Ergebnisse von zwei Versuchsserien mit stündlichen Reduktionsraten von 1 mg und 2 mg pro Liter.

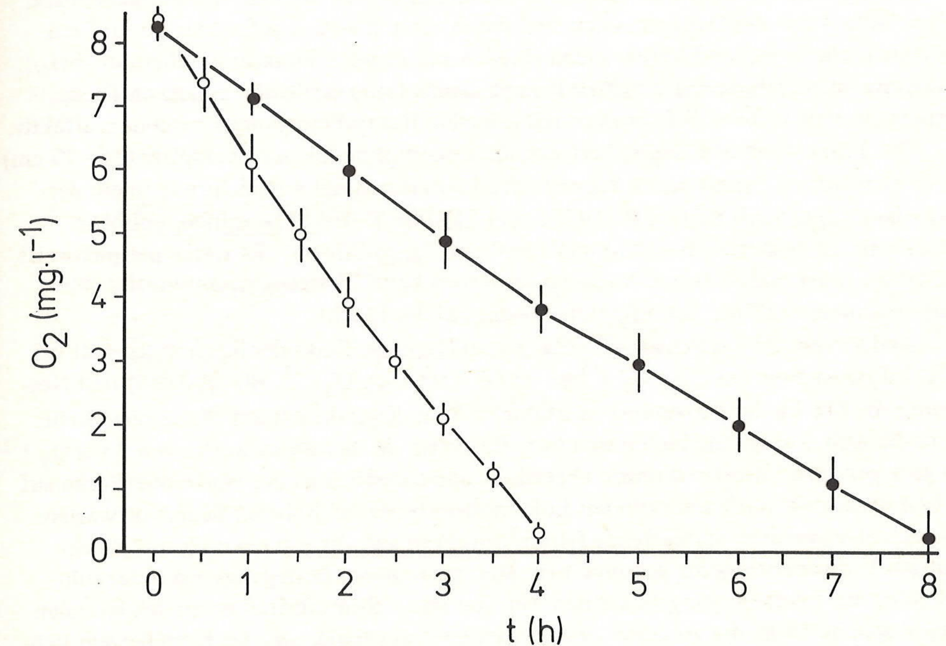


Abb. 1:
Durch Natriumsulfit induzierte Sauerstoffabnahme in den Versuchsbecken. Jeder Punkt beruht auf 10 Versuchen. Eingetragen sind Mittelwerte und Standardabweichung. Stündliche Abnahme 1 mg $O_2\, l^{-1}\, h^{-1}$ (obere Kurve), 2 mg $O_2\, l^{-1}\, h^{-1}$ (untere Kurve).

c. Schwimmverhalten

Die Lokomotionstechnik wurde mit Filmaufnahmen (Super 8 mm) erfaßt und die Schwimmstellung mit Einzelaufnahmen (24 x 36 m) dokumentiert. Die Horizontalschwimmgeschwindigkeiten während der Notatmung an der Wasseroberfläche wurden über Weglängenraster an der Frontscheibe des Aquariums, an denen die Versuchstiere vorbeischwammen, mit einer Stoppuhr gemessen.

d. Funktion der Barteln

Für hydrodynamische Überlegungen war es notwendig, die bereits durch KRAMER et al. (1978) beschriebene Haltung der Barteln bei der Notatmung näher zu untersuchen. Stellung und Winkel der Barteln ließen sich leicht fotografisch erfassen. Um die Strömungsabläufe an den Barteln wenigstens qualitativ zu beobachten, ließen wir die Fische bei Hypoxie in einer arenaförmigen Gegenstromanlage auf der Stelle schwimmen. Durch *Lycopodium*-Sporen auf der Wasseroberfläche und fotografische Aufnahmen von oben des auf der Stelle schwimmenden Fisches konnten Hinweise über den Eintrag von Oberflächenwasser ins Maul gewonnen werden.

e. Histologie der Barteln

Von Gewebeproben wurden nach BOUIN-Fixierung (ROMEIS 1968) Paraffinschnitte angefertigt und mit Azan gefärbt.

3. Die Lokomotion unter Normalbedingungen und bei Hypoxie

Osteoglossum bicirrhosum ist eine schwimmaktive Art, die sich in Oberflächennähe aufhält. Alle Arten der Osteoglossiden sind durch einen lateral abgeflachten Rumpf ausgezeichnet. Die unpaaren Flossen bilden eine lokomotorische Funktionseinheit, die bei *Osteoglossum bicirrhosum* den halben Rumpf kaudal fast geschlossen umsäumt. Diese Körpergeometrie ist beim Schwimmen mit lateralen Rumpfbewegungen besonders effektiv.

Wie Filmaufnahmen zeigen, läßt sich die Lokomotion kleiner Exemplare (16 - 17 cm) von *O. bicirrhosum* bei normalen Sauerstoffverhältnissen qualitativ nicht nur einem der klassischen Typen nach BREDER (1926) oder LINDSEY (1978) zuordnen, vielmehr wechselt die Technik zwischen "carangiform" und "anguilliform". Es treten beispielsweise kurzfristige, stark anguilliforme Ausgangspositionen beim Übergang vom normalen zum Spurtschwimmen auf, wie beim Beutefang oder auf der Flucht.

Anders verläuft das Schwimmverhalten bei Hypoxie. Sinkt der Sauerstoffgehalt bei 25 °C auf einen Wert um 2 mg O_2 l^{-1} ab, (2,03 ± 0,61 mg O_2 l^{-1}, BOCK 1985) tritt Notatmung ein. Die Fische schwimmen jetzt nur noch im Kontakt mit der Wasseroberfläche, wie es die Abb. 3 zeigt. Sie halten sich nach Erreichen des Schwellenwertes von 2 mg O_2 l^{-1} von ganz geringen Unterbrechungen abgesehen, ausschließlich an der Wasseroberfläche auf. Im Gegensatz zu den oft wechselnden Lokomotionstypen bei höheren Sauerstoffwerten, tritt jetzt eine geradezu verblüffende Gleichförmigkeit auf, die mit einer ebenso gleichförmigen Vorwärtsbewegung gekoppelt ist. Man kann diesen Bewegungsablauf der subcarangiformen Fortbewegung zurechnen. Nur das letzte Rumpfdrittel ist an den lateralen Bewegungen beteiligt, die vorderen zwei Drittel bleiben gerade, und der Kopf bewegt sich mit konstanter Geschwindigkeit und ohne seitliche Pendelbewegungen. Die relativ gropen Brustflossen sind seitlich horizontal ausgebreitet, sie dürften den Kopfbereich stabilisieren und steuern (Abb. 3). Eine ähnliche Funktion kommt wahrscheinlich auch den sichelförmigen Bauchflossen zu, die V-förmig nach unten gehalten werden.

Die mittlere Schwimmgeschwindigkeit steigt von 3,6 cm s^{-1} im Verlauf anhaltender Hypoxie während der ersten 2 h auf einen mittleren Wert von 5,6 cm s^{-1}. Dies wird durch einen Anstieg der mittleren Schwanzschlagfrequenz von 69,6 auf 95,5 Schläge pro Minute bewirkt.

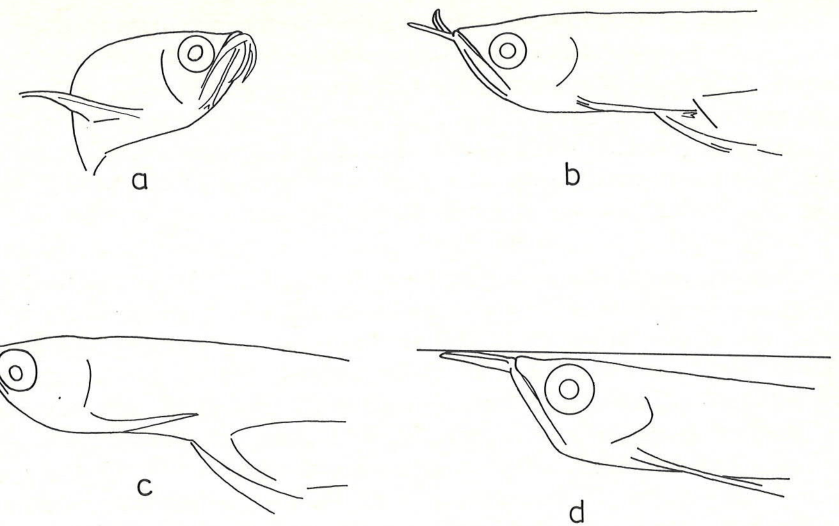


Abb. 2:
Beispiele wechselnder Bartelhaltungen bei normalen O_2-Verhältnisses (a - c) und bei Notatmung (d).

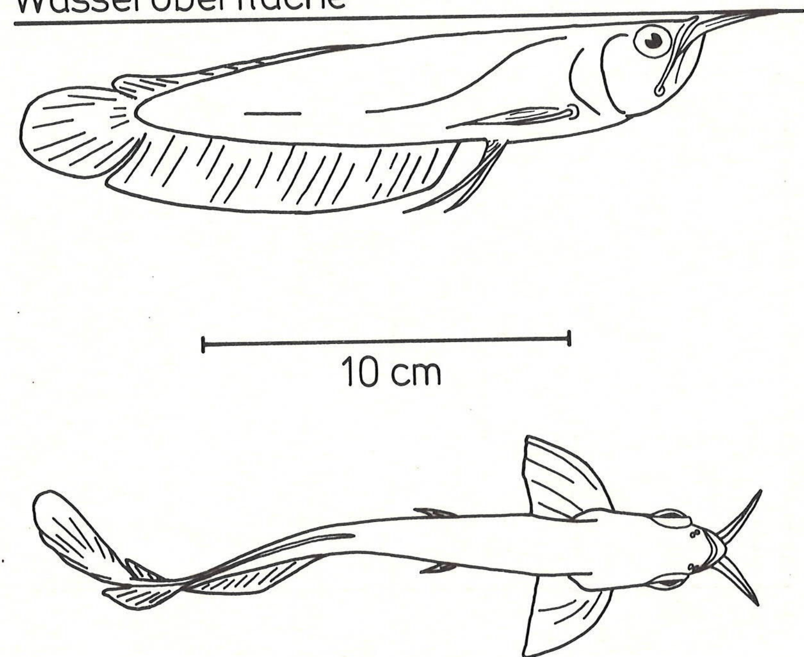


Abb. 3:
Schwimmverhalten von *O. bicirrhosum* während der Notatmung.

Ein weiteres, sehr auffallendes Merkmal des Schwimmverhaltens bei Hypoxie ist die starre Position der Unterkieferbarteln. Während bei normalen Sauerstoffverhältnissen die Barteln in wechselnden Winkeln und Richtungen bewegt werden, meist schräg abwärts gerichtet sind oder schlaff herunterhängen und dann durch den Wasserstrom beim Schwimmen passiv abgebogen werden (Abb. 2), sind sie beim Notatmungsschwimmen an der Wasseroberfläche in einer vorwärts gerichteten Position fixiert, indem sie einen nach vorn offenen Winkel von 110° bilden (Abb. 3). Die Winkelhalbierende fällt mit der Schwimmrichtung, bzw. der Mittellinie des Kopfes zusammen. Es kommt noch hinzu, daß die normalerweise mit der Atmung gekoppelten Bewegungen des Unterkiefers aufhören. Das Maul ist leicht geöffnet, und die Amplitude der Kiemendeckeloszillationen ist stärker als bei der Normalatmung, was auf eine Steigerung des Volumens pro Opercularbewegung hindeutet. Die Opercularfrequenz steigt mit fallendem O_2-Partialdruck etwa um das Vierfache an (Abb. 4) und pendelt sich bei anhaltender Hypoxie auf etwa 54 Oszillationen pro Minuten ein (Abb. 5).

Nach den Beobachtungen von BOCK (1985) kann *O. bicirrhosum* mit diesem Verhalten mindestens 7 bis 8 Stunden bei O_2-Gehalten unter 0,5 mg O_2 1^{-1} bei 25 °C ohne Schaden überleben (Abb. 6). Man darf annehmen, daß der Fisch unter natürlichen Bedingungen in der Lage ist, tägliche Sauerstoffschwankungen oder anderweitig bedingte Anoxie zu überleben.

Zusammenfassend gesagt, manifestiert sich die hypoxische Situation junger *O. biccirrhosum* durch Umschalten auf ein Notprogramm, d.h. auf ein beschränktes Verhaltensmuster an der Wasseroberfläche. Seine drei erfaßten Elemente, Lokomotion, Bartelposition und Opercularfrequenz werden konstant gehalten, ihre sonst üblichen Schwankungen fallen aus. Der Unterkiefer bleibt unbewegt.

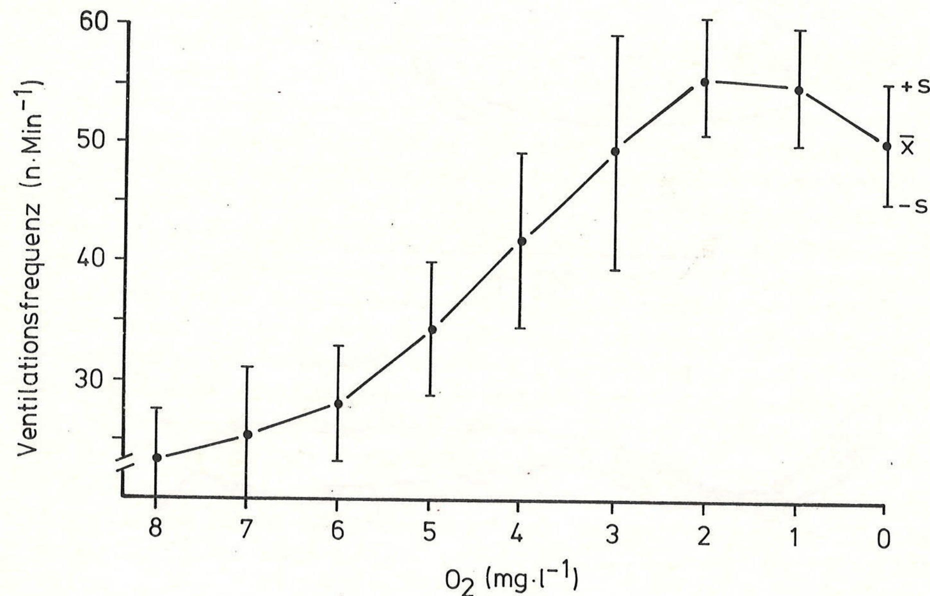


Abb. 4:
Anzahl der Opercularbewegungen pro Minute bei abnehmendem Sauerstoffgehalt.

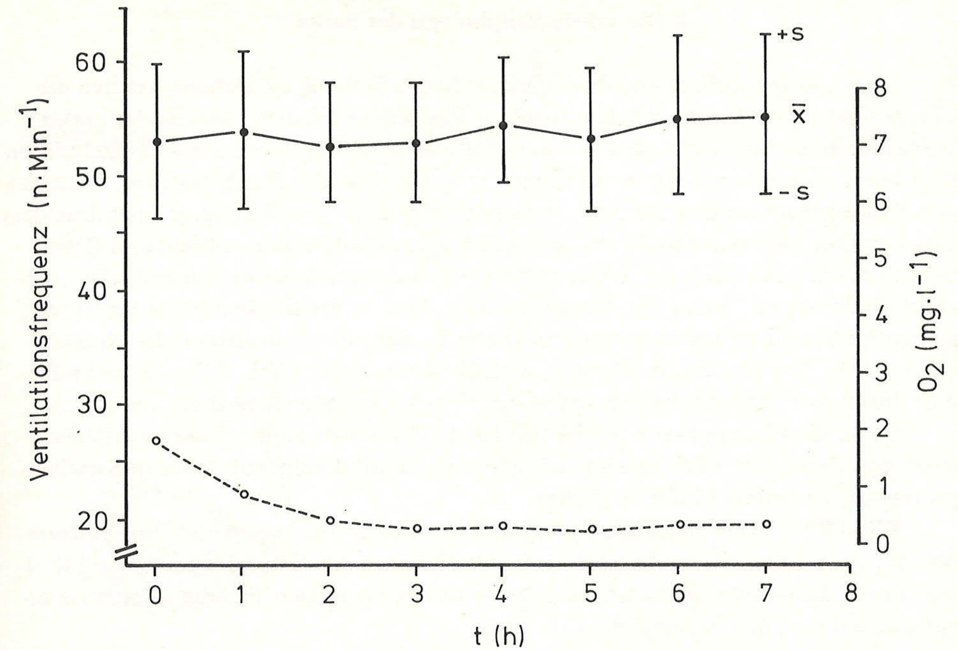


Abb. 5:
Anzahl der Opercularbewegungen pro Minute während anhaltender Hypoxie (obere Kurve), O_2-Gehalte (untere Kurve).

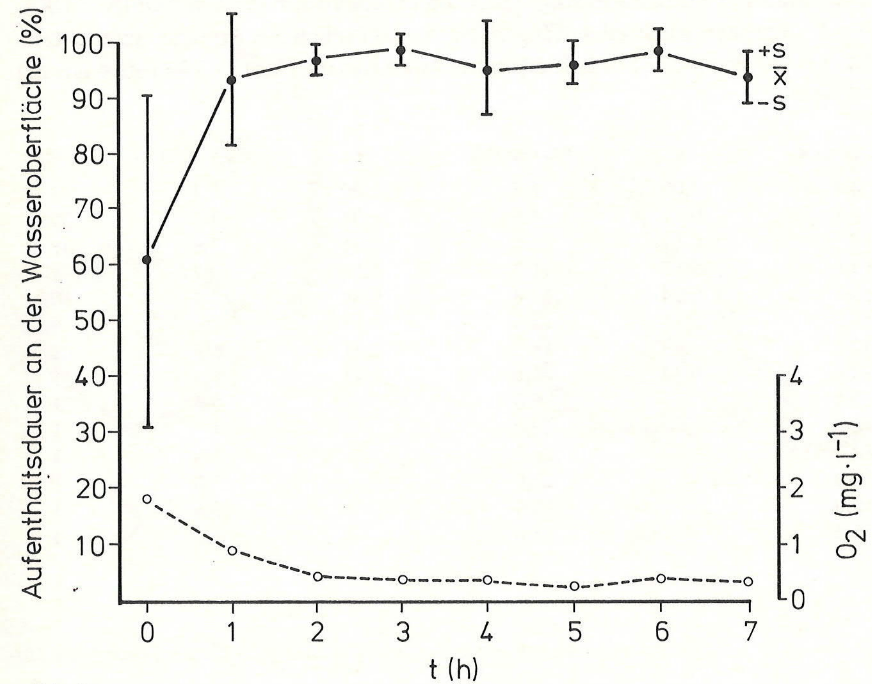


Abb. 6:
Aufenthaltsdauer an der Wasseroberfläche nach Einsetzen der Notatmung (Angaben in Prozent der Beobachtungsdauer von je 5 Minuten).

4. Die äußere Morphologie der Bartel

Vom äußeren Aufbau und ihrer stark medianen Stellung am Dentale weichen die Barteln von *O. bicirrhosum* von dem sonst bei Teleostiern üblichen runden oder ovalen Querschnitten und der meist paramedianen Stellung ab. Sie bestehen aus dem eigentlichen Bartelkörper, der einen dünnhäutigen Saum an seinem lateralen Rand trägt. Die Breite des auch Fahne genannten dunklen Saumes nimmt terminal ab. Das Bartelpaar entspringt dem rostro-ventralen Rand des steil nach oben gerichtenen Dentale. Die verbreiterten Basen sind nur durch einen schmalen, heller gefärbten Isthmus voneinander getrennt. Die Querschnittsänderung im Verlauf der Bartellänge zeigt Abb. 7. An der Basis ist sie keilförmig, der häutige Saum liegt bei nach vorn gerichteter Bartelachse ventro-lateral. Im Mittelabschnitt (Abb. 7/5) ist sie dann ellipsoid, wird distal rundlicher (Abb. 7/3), um im Endbereich dorsoventral abzuflachen bis schließlich Schaft und Fahne ineinander übergehen.

Da für die Wirkungsweise der Barteln beim Schwimmen an der Wasseroberfläche neben ihrer Form und Stellung auch ihre Länge von Einfluß sein muß, wurden Bartellängen verschieden großer Fische verglichen.

KRAPP (1975) beobachtete die ersten Bartelansätze bei Larven von *Osteoglossum ferreirai*, einem ebenfalls im Amazonasgebiet vorkommenden Osteoglossiden. Wie Tab. 1 zeigt, lassen die wenigen Meßwerte noch keine sicheren Aussagen über die Allometrieverhältnisse während des Wachstums zu.

Tab. 1: Totallänge (TL) und Bartellänge (BL) von *Osteoglossum bicirrhosum* (N = 106). Nr. 1 - 3 Proben aus Freilandfängen; Nr. 4 - 10 Proben aus Aquarienaufzuchten; Nr. 11 - 12 Proben aus dem Rio Negro (Anavilhanas); Nr. 13 - 14 Proben aus der Várzea.

Nr.	TL (cm) $\bar{x}$	s	BL (mm) $\bar{x}$	s	$\bar{x}$ BL (% TL)	N
01	4,5	0,00	1,5	0,00	3,3	3
02	6,1	0,11	4,5	0,38	7,4	20
03	7,0	0,11	5,5	0,38	7,9	49
04	13,6	0,57	11,3	0,50	8,3	4
05	15,7	0,64	11,4	0,84	7,3	10
06	18,1	0,64	12,8	0,75	7,1	6
07	22,3	0,69	15,3	2,31	6,9	3
08	23,4	0,39	15,8	0,45	6,8	5
09	28,5		16,0		5,6	1
10	48,5		23,0		4,7	1
11	48,0		26,0		5,4	1
12	50,0		29,0		5,8	1
13	55,0		40,0		7,8	1
14	56,5		45,0		8,0	1

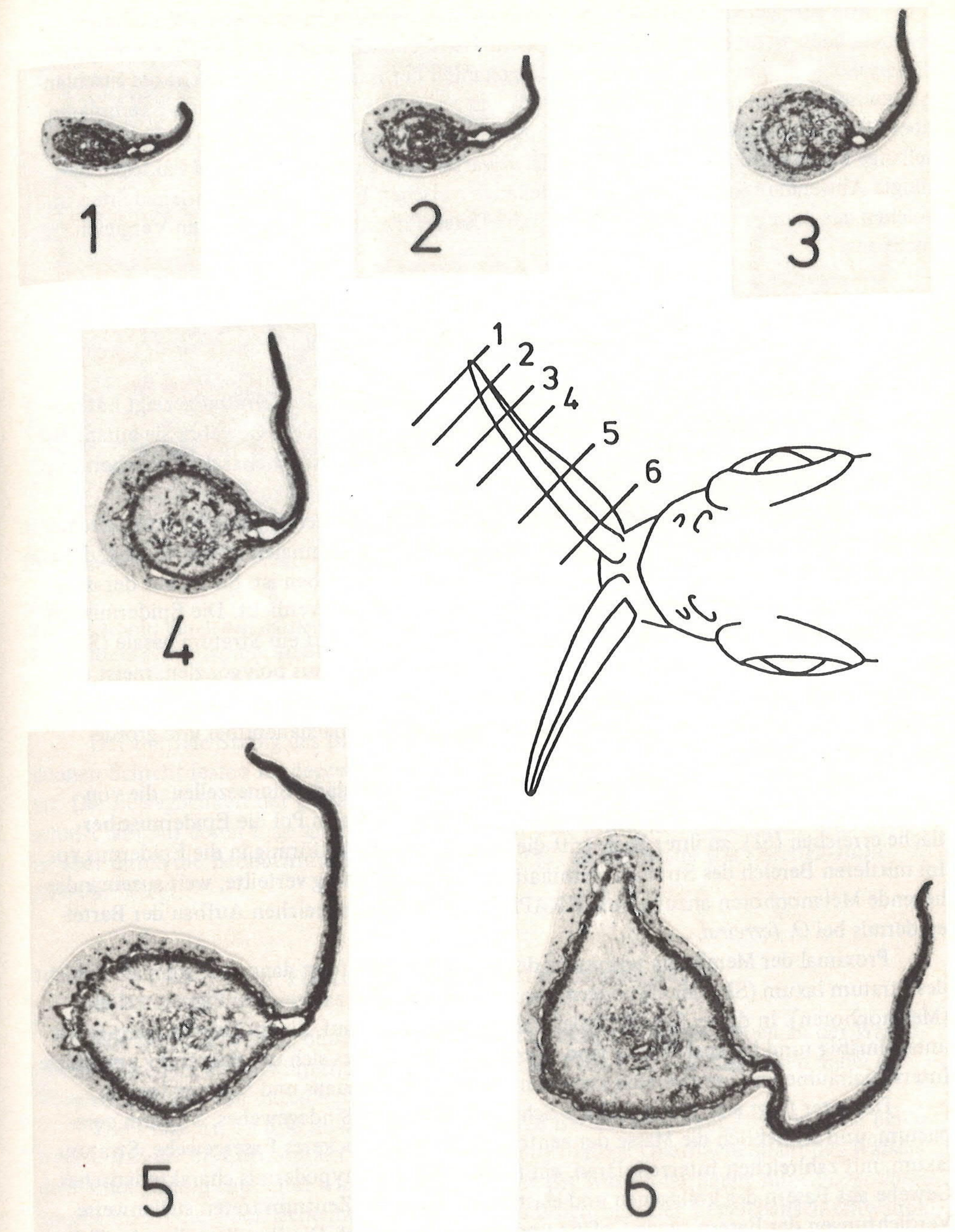


Abb. 7:
Aufbau der Bartel von *O. bicirrhosum* in verschiedenen Abschnitten (vgl. Text).

Ihre geringe Anfangslänge läßt vermuten, daß sie keine Funktionen wahrnehmen können, auch wenn hierzu bisher keine Verhaltensbeobachtungen vorliegen. Mit steigender Gesamtlänge nimmt auch der relative Längenanteil der Bartel zu und erreicht bei Fischlängen zwischen 7 cm und 14 cm maximale Werte um 8 %. Wie Einzeldaten von Exemplaren über 50 cm Gesamtlänge aus Freilandpopulationen erkennen lassen, dürfte die relative Bartellänge kaum mehr als 8 % erreichen. Zu erwarten sind auch durch äußere Faktoren bedingte Abweichungen der relativen Bartellänge zwischen Fischen aus Aquarienzuchten und solchen aus dem Freiland, bisher reichen die Daten für einen entsprechenden Vergleich nicht aus.

5. Der histologische Aufbau der Bartel

Wie KRAPP (1975) schon für die Barteln von *Osteoglossum ferreirai* gezeigt hat, besteht die Bartel ausschließlich aus epidermalem und hypodermalem Gewebe. Sie entspricht damit in den wesentlichen Elementen dem für die Cyprinidenbartel charakteristischen Typ, dem Knorpelelemente fehlen (v. LUKOWICZ 1966).

Ein Querschnitt durch den mittleren Bartelbereich gibt den typischen histologischen Aufbau wieder (Abb. 8). Der Schaft besteht aus einem hypodermalen Gewebsstrang, der von einer relativ dünnen, 4 - 5 Zellen umfassenden Epidermis umgeben ist. Sie ist auf der dem Lamellenansatz gegenüberliegenden Seite auf etwa 7 - 9 Zellen verdickt. Die Epidermis enthält die bei Teleostiern bekannten Elemente und Schichten. Auf ein Stratum basale (SB) aus zylindrischen Zellen folgt das Stratum germinativum (SG) aus polygonalen, meist undifferenzierten Zellen. Darin treten gleichmäßig verteilt die im Schnittbild hellen Schleimzellen auf (SCH), deren Vakuolen besonders nahe dem Oberflächenepithel ihre größte Ausdehnung erreichen.

Regelmäßig treten Sinnesknospen auf, Gruppen sekundärer Sinneszellen, die von langgestreckten Stützzellen umgeben sind und mit dem apikalen Pol die Epidermisoberfläche erreichen (SI), an ihrer Basis tritt die Hypodermis sockelförmig in die Epidermis vor. Im mittleren Bereich des Stratum germinativum sind regelmäßig verteilte, weit auseinanderliegende Melanophoren anzutreffen. KRAPP (1975) fand den gleichen Aufbau der Bartelepidermis bei *O. ferreirai.*

Proximal der Membrana terminans des Stratum basale folgt dann eine schmale Schicht des Stratum laxum (SL) der Hypodermis mit Kapillaren und zahlreichen Pigmentzellen (Melanophoren). In dieser Schicht fallen zahlreiche Lumina auf, die im Durchschnitt meist unregelmäßig rund bis spaltförmig sind. Vermutlich handelt es sich um präparativ erweiterte Interstitialräume im Grenzbereich zwischen Membrana terminans und Stratum laxum.

Darunter folgt eine etwas dickere Schicht kompakten Bindegewebes, Stratum compactum, und schließlich die Masse der zentralen Bartel, ein lockeres Fasergewebe, Stratum laxum, mit zahlreichen Interzellulären, ein für die Teleostierhypodermis charakteristisches Gewebe aus Fasern des kollagenen und elastischen Typs. Im Zentrum treten stellenweise Verdichtungen der Fasern sowie Gefäße und Nervenfasern auf. Die Randlamelle oder Fahne besteht aus zentralem S. compactum und ist von einer 3 - 4 Zellagen dicken Epidermis umhüllt.

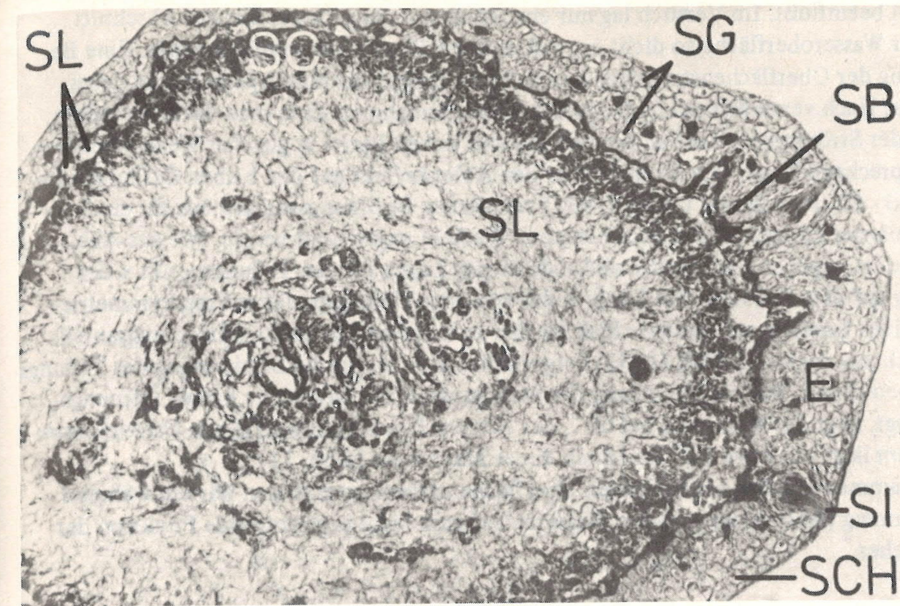


Abb. 8:
Teilquerschnitt durch den mittleren Bartelbereich: **E:** Epidermis; **SB:** Stratum basale; **SC:** Stratum germinativum; **SI:** Sinnesknospen; **SL:** Stratum laxum der Hypodermis.

Der zentrale Strang des Bartelschaftes aus lockerem Bindegewebe umhüllt von einer dünnen Schicht festen Bindegewebes gibt der Bartel die notwendige Stabilität und Elastizität. Die Beweglichkeit der Barteln und das Fehlen von Muskelfasern im proximalen Abschnitt läßt auf deren Lage an der Basis schließen. Dies wurde hier nicht näher untersucht, ist aber durch die Beobachtungen von KRAPP (1975) an der Bartel von *Osteoglossum ferreirai* belegt.

6. Funktionale Aspekte bei der Notatmung

Wie bereits erwähnt, bilden die Barteln beim Notatmungsschwimmen an der Wasseroberfläche einen in Schwimmrichtung offenen Winkel von 110 °. Sie berühren dabei die Wasseroberfläche von unten her (Abb. 3).

Die Frage ist, ob und in welchem Ausmaß die Barteln bei dieser Position dazu beitragen, daß die im Luftkontakt befindliche sauerstoffhaltige Oberflächenhaut des Wassers dem Maul günstig zugeleitet wird. Eine Markierung der Wasseroberfläche mit *Lycopodium*-Sporen macht die Oberflächenbewegungen am Maul sichtbar. Der Versuchsfisch schwamm in einer Gegenstromanlage auf der Stelle und wurde von oben fotografiert. Die Sporen auf der Wasseroberfläche wurden als kurze Striche abgebildet, aus denen ihre Bewegungsrichtung zu erkennen war (BOCK 1985). Abb. 9 zeigt ein Schema, dem solche Momentaufnahmen zugrunde liegen. Man sieht, die Oberflächenströmung wird nicht von der ganzen Länge

der Bartel beeinflußt. Im Versuch lag nur ein verhältnismäßig kurzer distaler Abschnitt direkt der Wasseroberfläche so dicht an, daß er nicht überströmt werden konnte. Eine Beeinflussung der Oberflächenströmung vom äußeren Drittel zur Mundspalte hin ist dabei erkennbar. Nach vereinfachten hydrodynamischen Annahmen kann man davon ausgehen, daß sich der Strömungsverlauf an der rechten und linken Bartel in gleicher Weise verändert. Dementsprechend lassen sich Modelle über den Ablenkeffekt auf den halben Öffnungswinkel von 50 - 60° reduzieren. LAMB (1931) berechnete Strömungsverhältnisse für ein Substrat definierter Länge, das mit verschiedenen Winkeln angeströmt wurde. Wie aus Abb. 10 zu ersehen ist, ergeben sich daraus winkelabhängige Lagen für den Teilungspunkt x der Strömung auf dem Substrat. Die Länge h des von dem Teilungspunkt auf die Symmetrielinie gefällten Lotes ist ein relatives Maß für den zum Scheitel gelenkten Strömungsanteil. Er läßt sich aus der von LAMB (1931) aufgestellten Formel für die Bestimmung des Teilungspunktes berechnen. Wie die Verteilung der Strömungsanteile (h) für die halben Öffnungswinkel zeigt, liegt das Maximum bei 60 °, der entsprechende Halbwinkel von *Osteoglossum bicirrhosum* liegt mit etwa 55 ° innerhalb dieses Maximums (Abb. 11).

Zusammen mit den beobachteten Oberflächenströmungen an den Barteln während der Notatmung (Abb. 9) ist eine den Wasserzulauf zum Maul begünstigende Funktion der Barteln sicher.

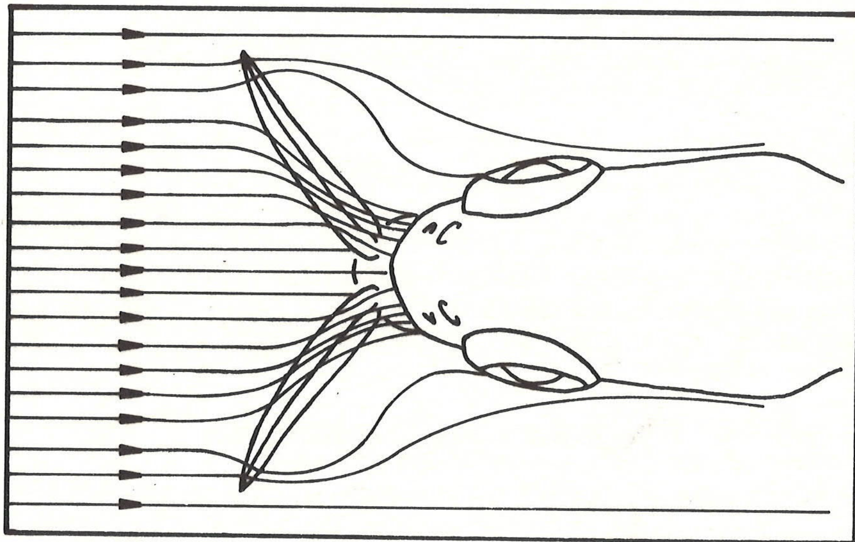


Abb. 9:
Verlauf der Oberflächenströmung während der Notatmung.

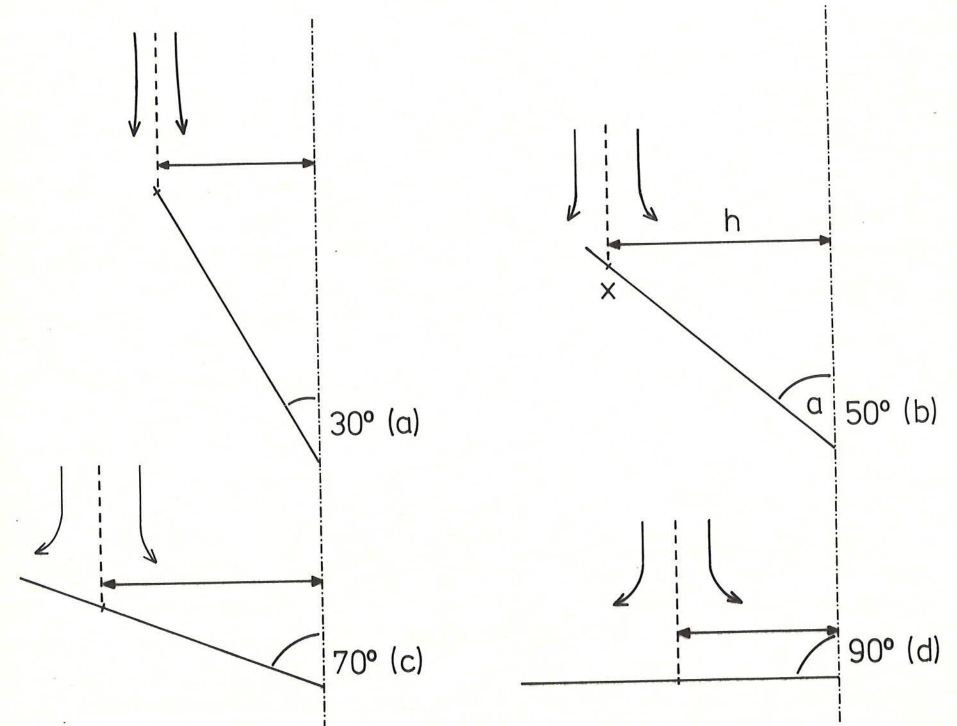


Abb. 10:
Theoretischer Strömungsverlauf an einer Lamelle bei vier verschiedenen Winkeln (berechnet nach LAMB 1931).

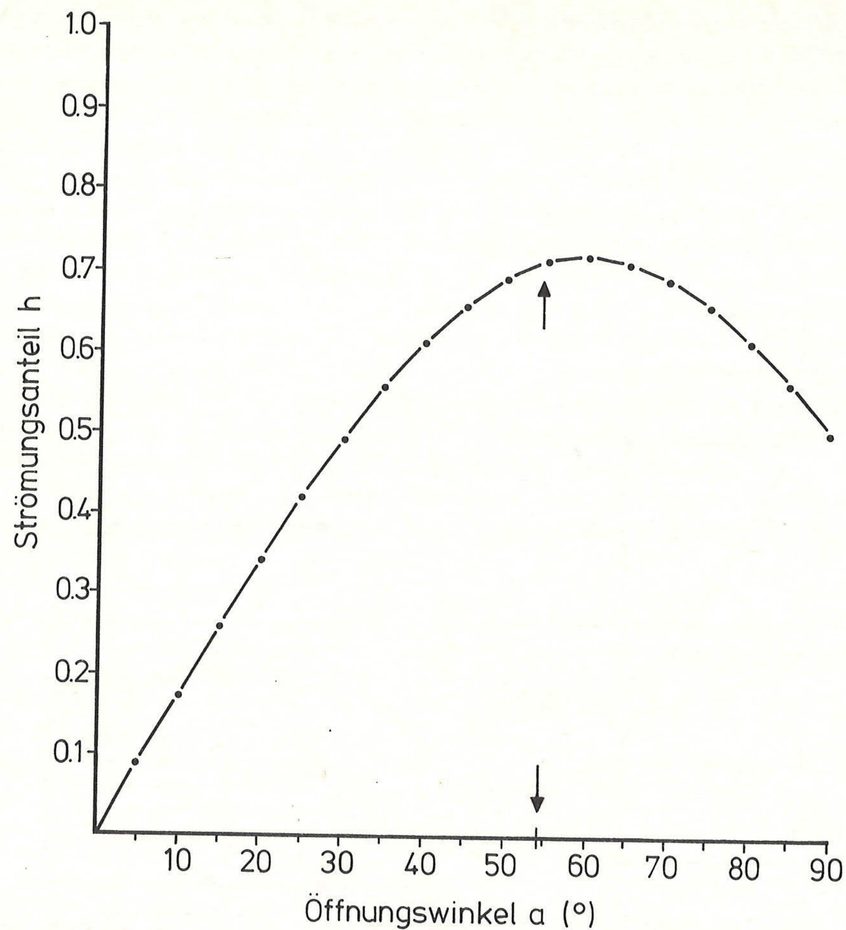


Abb. 11:
Theoretischer Strömungsanteil (h), ausgedrückt als Anteil einer Lamelle der Länge 1, der zum Scheitelpunkt eines Öffnungswinkels gelenkt wird. Die Pfeile markieren den mittleren halben Öffnungswinkel von 10 Versuchstieren.

7. Diskussion

Wie LEWIS (1970), KRAMER & McCLURE (1982) sowie BRAUM & JUNK (1982) in Experimenten nachgewiesen haben, ist die Fähigkeit, bei Sauerstoffmangel Atemwasser unmittelbar unter der Wasseroberfläche aufzunehmen und damit hypoxische Situationen zu überwinden, bei kiemenatmenden tropischen Teleostiern verbreitet und wirkungsvoll. Je nach Körperform ist die Schwimmposition dabei steiler oder flacher und trotz Kontakt mit der Wasseroberfläche wird bei dieser Form der Notatmung keine Luft aufgenommen. Von der ökologischen Situation her ist dieses Verhalten eine notwendige Anpassung.

Unter den rund 40 Fischarten, die in einem Várzea-See Zentralamazoniens von JUNK et al. (1983) bei extrem niedrigen Sauerstoffgehalten regelmäßig gefangen wurden, waren 12 Luftatmer, 7 waren Kiemenatmer, von denen morphologische Sonderbildungen zur Veratmung sauerstoffreichen Oberflächenwassers nachgewiesen oder vermutet werden (BRAUM & JUNK 1982), und von einer weiteren Art sind physiologische Sonderanpassungen bekannt.

Osteoglossum bicirrhosum kommt ebenfalls hier vor, und KRAMER et al. (1978) sowie KRAMER & McCLURE (1982) zeigen, daß die Art geringe Sauerstoffgehalte im Wasser durch Veratmen der Oberflächengrenzschicht überstehen kann.

Bemerkenswert sind dabei die markante Änderung der Lokomotion und Gleichförmigkeit, die Positionierung der Unterkieferbarteln in einem für die Zuteilung zur Mundöffnung optimalen Winkel von 110°, die Ruhigstellung des Unterkiefers und die gleichförmige Opercularfrequenz. Unter den morphologischen Anpassungen zu verbessertem Eintrag der sauerstoffhaltigen Oberflächengrenzschicht ist die Verwendung der Barteln eine neue Variante.

Faßt man die jetzt bekannten Strukturen von Kiemenatmern zusammen, so ergeben sich drei charakteristische Gruppen hydrodynamischer Hilfen.

a) Körperform:

Überwiegend kleine Teleostier, wie Cyprinodontiden oder Poeciliiden sind durch ihr oberständiges Maul und die gerade Kopf-Rückenlinie begünstigt, mit geringem Energieaufwand dicht unter der Wasseroberfläche entlang schwimmend, die O_2-haltige Grenzschicht zu veratmen (LEWIS 1970; KRAMER & McCLURE 1982).

b) Reversible Veränderungen am Unterkiefer:

Unter Hypoxie bilden die relativ großen neotropischen Characoiden, *Colossoma macropomum* (CUVIER, 1818), *C. brachypomum* (CUVIER, 1818) und *Brycon* cf. *melanopterus* (COPE, 1871) kurzfristig dermale Extensionen am vorderen Rand des Dentale aus, die bei höheren O_2-Gehalten wieder zurückgebildet werden (BRANSON & HAKE 1972; BRAUM & JUNK 1982; BRAUM 1983). Sie verbessern das Einströmen des Oberflächenwassers während der Hypoxie. Dabei wird die Wasseroberfläche teilweise mit dem Oberkiefer durchbrochen, und es kann nur Wasser, das sich über der Unterkieferlippe befindet, in die Mundhöhle gelangen (BRAUM & JUNK 1982).

c) Barteln am Unterkiefer:

Schließlich kommt als drittes Prinzip die beschriebene Funktion der Unterkieferbarteln in Kombination mit der günstigen Körperform von *Osteoglossum bicirrhosum* hinzu. Möglicherweise ist dies die wichtigste Funktion der Bartel bei *O. bicirrhosum*. Man darf vermuten, daß *O. ferreirai* aus dem Amazonasgebiet ein vergleichbares Notatmungsverhalten unter Zuhilfenahme der Barteln besitzt. Interessant wäre der Vergleich mit den indomalaischen und australischen Osteoglossiden *Scleropages formosus* und *S. leichthardti*, die eine ähnliche Lebensweise haben und ebenfalls Barteln am Unterkiefer besitzen.

8. Zusammenfassung

1) *Osteoglossum bicirrhosum* ist ein obligatorischer Kiemenatmer der Neotropis, der auch in Gewässern mit sehr geringen Sauerstoffwerten angetroffen wird.

2) Die Versuchstiere waren durchschnittlich 17,5 cm lang.

3) Bei einem kritischen Sauerstoffgehalt ab 2 mg O_2 l^{-1} schwimmt *O. bicirrhosum* im Kontakt mit der Wasseroberfläche an dieser entlang und nutzt die durch die Diffusion mit der Luft sauerstoffhaltige Grenzschicht für die Atmung.

4) Kennzeichnend für diese Notatmungsstrategie sind eine gleichförmige Schwimmgeschwindigkeit von 3,6 cm s^{-1} zu Beginn und 5,6 cm s^{-1} nach 2 h anhaltender Hypoxie sowie eine fixierte Position der Unterkieferbarteln und eine mittlere Opercularfrequenz von 53 - 54 Bewegungen pro Minute.

5) Theoretische Überlegungen und Strömungsmessungen zeigen, daß die Bartelstellung den Eintrag von Oberflächenwasser für die Atmung optimiert. Sie entspricht dem theoretischen günstigsten Winkel.

6) Die Barteln weichen von dem sonst für Teleostier kennzeichnenden runden oder ovalen Profil ab. Sie besitzen einen dermalen Saum, der von der Basis her terminal allmählich abnimmt.

7) Die Formänderungen werden anhand von Schnitten dargestellt.

8) Die Barteln bestehen in ihrer Masse aus hypodermalem Gewebe. Ein zentraler Strang lockeren Bindegewebes (Stratum laxum) ist von einem Zylinder kompakten Bindegewebes (Str. compactum) umgeben. Knorpelige Elemente fehlen. Die relativ dünne Epidermis zeigt die für Teleostier typischen Strukturen.

9. Summary

1) The Neotropical *Osteoglossum bicirrhosum* is dependent on its gills for respiration, but it is nevertheless found in water bodies with very low oxygen concentrations.

2) The experimental individuals were 17.5 cm long in average.

3) Below a critical oxygen concentration of 2 mg O_2 l^{-1}, *O. bicirrhosum* swims with its mouth in contact with the surface tension layer of the water in order to employ its relatively rich oxygen content for respiration.

4) Characteristic of this emergency respiration strategy are a constant swimming speed of 3.6 cm.s^{-1} at the start and 5.6 cm.s^{-1} after two hours of continuous oxygen shortage, a fixed position of the barbels on the lower jaw, and a mean opercular frequency of 53 or 54 movements per minute.

5) Theoretical considerations and observations on the current pattern show that the barbels are held in the optimal position for guiding water of the surface tension layer across the respiratory organs. They are held at the angle that is theoretically most efficient.

6) The barbels are not of the round or oval form that is typical for other teleosts. They possess a dermal seam that becomes gradually less prominent from the base to the tip.

7) The form changes are depicted in a series of cross sections.

8) The barbels are formed mainly of dermal tissue. A central strand of loose connective tissue (stratum laxum) is surrounded by a cylinder of compact connective tissue (stratum compactum). There are no cartilaginous elements. The relatively thin epidermis has a structure typical for teleosts.

10. Resumo

1) *Osteoglossum bicirrhosum* é um peixe neotrópico respirando obrigatoriamente pelas brânquias que também é encontrado em águas com teores baixos de oxigênio.

2) Os animais usados nos experimentos tinham medio de 17,5 cm um comprimento.

3) Abaixo de um teor crítico de oxigênio de 2 mg de O_2 l^{-1} *O. bicirrhosum* nada em contato com a superfície da água, aproveitando para a respiração a camada superior que contem oxigênio pela difusão com o ar.

4) As características desta estratégia de respiração de emergência são: uma velocidade constante de natação de 3,6 cm s^{-1} no início e de 5,6 cm s^{-1} depois de uma hipoxia de 2 hs, assim que uma posição fixada das barbatanas da maxila inferior e uma frequência média opercular de 53 a 54 movimentos/min.

5) Considerações teóricas e medidas do fluxo mostram que a posição das barbatanas proporciona uma entrada ótima da água superficial para a respiração. Ela corresponde ao ângulo teoricamente mais favorável.

6) O perfil das barbatanas difere do perfil redondo ou oval que normalmente é característico para os teleósteos. Elas tem uma bainha dermal que diminui gradualmente da base até o fim.

7) As alterações da forma são apresentadas por meio de secções.

8) As barbatanas consistem na sua massa de tecido hipodermal. Um cordão central de tecido conjuntivo leve (Stratum laxum) é cercado de um cilindro de tecido conjuntivo compacto (Str. compactum). Faltam elementos cartilaginosos. A epiderme relativamente fina mostra as estruturas típicas para os teleósteos.

11. Danksagungen

Die Untersuchungen wurden dankenswerterweise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft und vom Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brasil, unterstützt. Sie entstanden in engem Kontakt mit der Arbeitsgruppe Tropenökologie des Max-Planck-Institutes für Limnologie, Plön. Frau Carmen Stürwold danken wir für die sorgfältige Herstellung der Abbildungen.

12. Literatur

BOCK, R. (1985): Beobachtungen über das Notatmungsverhalten des neotropischen Knochenzünglers *Osteoglossum bicirrhosum*.- Diplomarbeit des Fachbereiches Biologie der Universität Hamburg: 85 pp.

BRANSON, B. A. & P. HAKE (1972): Observations on an accessory brathing mechanism in *Piaractus nigripinnis* (COPE) (Pisces: Teleostomi: Characidae).- Zool. Anz., Leipzig **189:** 292 - 297.

BRAUM, E. (1983): Beobachtungen über eine reversible Lippenextension und ihre Rolle bei der Notatmung von *Brycon* spec. (Pisces, Characidae) und *Colossoma macropomum* (Pisces, Serrasalmidae).- Amazoniana **7:** 355 - 374.

BRAUM, E. & W. J. JUNK (1982): Morphological adaptation of two Amazonian Characoids (Pisces) for surviving in oxygen deficient waters.- Int. Rev. ges. Hydrobiol. **67:** 869 - 886.

BREDER, C. M. (1926): The locomotion of fishes.- Zool. **5:** 159 - 297.

DORN, E. (1968): Schwimmblasenbau und Lebensweise der Osteoglossiden.- Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1958. Zool. Anz. Spplbd. **31:** 370 - 380.

JUNK, W. J., SOARES, G. M. & F. M. CARVALHO (1983): Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão) with special reference to extreme oxygen conditions.- Amazoniana **7:** 397 - 431.

KRAMER, D. L., LINDSEY, C. C., MOODIE, G. E. E. & E. D. STEVENS (1978): The fishes and the aquatic environment of the Central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns.- Can. J. Zool. **56:** 717 - 729.

KRAMER, D. L. & M. McCLURE (1982): Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes.- Env. Biol. Fish. **7:** 47 - 55.

KRAPP, CH. (1975): Morphologische Besonderheiten bei *Osteoglossum bicirrhosum* und *Osteoglossum ferreirai* (Pisces, Osteoglossidae).- Zool. Anz., Jena **195:** 387 - 406.

LAMB, H. (1931): Lehrbuch der Hydrodynamik.- Teubner-Verlag, Leipzig, Berlin: 105 - 111.

LEWIS, W. M. (1970): Morphological adaptations of cyprinodontoids for inhabiting oxygen deficient waters.- Copeia **1970:** 319 - 326.

LINDSEY, C. C. (1978): Form, function, and locomotory habits in fish.- In: HOAR, W. S. & D. J. RANDALL (eds.): Fish physiology VII: 1 - 100. Academic Press, New York, London: 576 pp.

LUKOWICZ, M. v. (1966): Über die Barteln und die Lippenepidermis verschiedener ägyptischer Süßwasserfische mit einigen Versuchen zum Geschmacksinn.- Zool. Anz. **176:** 396 - 413.

ROMEIS, B. (1968): Mikroskopische Technik.- R. Oldenboug Verlag München, Wien: 757 pp.

VANDERHORST, R. & S. D. LEWIS (1969): Potential of sodium sulfite catalyzed with cobalt chloride in harvesting fish.- Prog. Fish Cult. **31:** 149 - 154.